

ラットにおける吸乳行動から摂食行動への 移行に及ぼす早期離乳の影響^(注1)

宮 本 邦 雄

吸乳行動 (suckling behavior) は、哺乳動物が出生直後から示す行動型の一つであるが、以下に示すいくつかの理由から、近年、注目を集めつつある。すなわち、これまでラットやマウスを用いて広く行なわれてきた初期経験 (特に幼児期刺激づけ) の諸研究により、母仔相互作用 (mother-infant interaction) の重要性が指摘されてきたことがあげられる (藤田, 1977)。ところが、それらの母仔相互作用の研究では、主に母性行動がとりあげられており、仔の側の研究は種々の反射や移動行動等の感覚—運動協応の発達を中心となっていた。母仔相互作用の中心をなす授乳—吸乳関係における仔の能動的関与、すなわち吸乳行動が広範に調べられ始めたのは、母親を麻酔することによりその行動を統制する方法がとられてからである (Hall, Cramer, & Blass, 1975)。こうした吸乳行動の研究は主にラットについてなされており、その内的、外的コントロールの発達の变化、発現・維持・減衰過程、及び摂食行動への移行などについて多くの知見が報告されてきた (Blass, Hall, & Teicher, 1979; 宮本, 1982)。

吸乳行動は、乳頭への吸いつき反応などの欲求的成分と伸展反応などの完了的成分からなっているが、吸いつき反応について動機づけ状態の役割が、母親麻酔下で検討された (宮本・藤田, 1983)。母親及び食物剥奪 (0, 2, 22 h) の影響は、11日齢以前では明確でないが、16, 21日齢においては剥奪の程度に応じ吸乳反応レベルが向上した。これは、吸乳行動に関する内的コントロールが、11—16日齢頃に発達することを示している (Hall, Cramer, & Blass, 1977; Dollinger, Holloway, & Denenberg, 1978)。

吸乳行動の研究は、その多くが母親依存の吸

乳から独立の摂食・摂水へという摂取形態の発達に視点を向けているが (Blass et al, 1979), 前述のように、母仔相互作用、特に授乳—吸乳関係における仔の役割の変化という側面にも注目すべきであろう。Rosenblatt (1965) は、母性行動と仔の行動発達との間の同期性 (synchrony) を強調した。彼が報告した母親の巣内授乳と巣外授乳の変化、及びそれに対応する仔の移動行動の発達と巣外活動の増加など母仔相互作用の経過と先述した吸乳行動に関する内的コントロールの発達を考慮すると、次のような母仔関係の変化が考えられないであろうか。すなわち、11日齢以前の仔ラットは、巣内で母親の授乳を持つ状態にあり、動機づけレベルに関係なく吸乳反応を示す。移動行動が可能となり、巣外活動が増加すると、空腹状態の時は母親に接近して吸乳反応を開始する。このように、ラットの授乳—吸乳関係は母親主導型から仔主導型へと移行し、その後離乳過程が始まる。こうした授乳—吸乳関係における、母親と仔の能動的役割を検討するために、宮本・藤田 (1980) は、母仔分離 (8 h) (注2) に関して、母仔分離群、仔分離群、母分離群、非分離統制群の4群を設け、母親の授乳行動及び仔の吸乳行動・摂食行動に及ぼす影響を調べた。分離終了後、母仔相互作用の観察を30分間行ない、その後、母親麻酔下で吸乳・摂食テストを行なったところ、授乳・吸乳頻度は分離処理3群で高く、また11—12日齢以前では3群間に差はみられないが、16日齢以降では仔が分離された群で反応レベルが高く、この頃から仔が授乳—吸乳関係を開始することが示唆された。さらに、母親分離・食物剥奪により促進される摂取形態が吸乳から摂食へと移行するのは、26—27日齢前後であることが示された。

さてここで仔主導型といっても、母親による制約を受けていることを忘れてはならない。すなわち、母性行動や母乳供給量によってその親の投資 (parental investment, Trivers, 1972, 1974) の上限が設定されており、しかもそれらは授乳日齢とともに変化していくと考えられる。これまで述べてきた、授乳—吸乳関係における仔の役割の変化、個型食物の摂取開始、吸乳から摂食への移行といった離乳過程が母乳の減少や質的变化、あるいは母性行動の変化を経験することによって生じているのかどうか、というのが本研究の問題とするところである。すなわち、吸乳行動から摂食・摂水行動への移行は、成熟によっているのか経験によるのかという問題である。

Stoloff, Kenny, Blass, & Hall (1980) は、生後2—5日齢の仔ラットを母親から分離して育てることにより吸いつき反応が阻害されることを見出した。しかし、分離飼育された仔でも、3, 4日齢で、麻酔された母親の乳頭を探索し吸いつく経験が与えられると吸いつき反応は維持された。こうした生後初期の吸乳行動の維持における経験の重要性は、Dollinger, Holloway, & Denenberg (1978) も指摘しているが、一方、離乳期における吸乳行動から独立の摂食行動への移行は、神経系の成熟によるらしいことが報告されている (Williams, Hall, & Rosenblat, 1980)。彼らは、20, 25日齢ラットで吸乳行動のコントロールに口腔内刺激及び栄養的 (空腹) 刺激がどの程度寄与しているかを調べた。食物剥奪 (22h) 後の仔に、胃内に直接ミルクを注入し吸いつき反応テストを行なったところ、両日齢で反応の抑制効果はみとめられなかった。しかし、剥奪の後に食物摂取を許してからテストを行なったところ、20日齢ではその影響がみられなかったが、25日齢では吸いつき反応のレベルが低下した。すなわち、20—25日齢の間に吸乳反応の飽和を生じさせる口腔内刺激作用のタイプが増え、摂食反応に伴う刺激作用も吸乳反応を抑制するようになることが示された。さらに、吸乳行動をコントロールする刺激のこうした変化は、母

親の感覚的、行動的变化やリター内での経験事象には強く依存してはおらず、神経系の成熟を反映しているのであろうと考えられた。このように、生後初期と離乳期における吸乳行動の維持について、成熟と経験の役割は一致していないようであるが、さらに検討の余地が残されている。

成熟要因を統制することが困難である以上、経験要因を操作するほかに、その最も直接的方法は、吸乳経験それ自体の剥奪、すなわち早期離乳である。そこで、本実験の目的は、離乳期における吸乳行動の維持に、成熟要因と経験要因がどの程度寄与しているかを、早期離乳法を用いることにより検討することである。もし、成熟により強く規定されるのであれば、早期離乳の操作に関係なく、通常の吸乳行動の減衰、摂食行動の発現が示されるであろう。一方、経験要因が重要であれば、早期離乳により吸乳行動はより早い日齢で消失するであろう。

方 法

被験体 東海女子大学心理学研究室で維持されているウイスター系アルビノラット、仔 225 匹、母親 15 匹が用いられた。被験体は、室温約 24℃ の下で飼育され、餌と水は自由摂取であった。実験は午後 1 時～6 時に行なわれた。

装置 母・仔飼育用及び行動観察用の透明アクリル製ケージ (30×35×17 (高) cm)。

手続き 妊娠の確認された雌 (120～150日齢) は、オガクズの敷かれたケージに移された。出産確認は毎日午後 5 時頃行なわれ、仔が確認された日を 0 日齢とした。1 日齢でリターサイズを 8—12 匹にし、以下に述べる離乳操作のほかにテスト日齢まで操作を加えない。早期離乳 (16—17 日齢に行なわれた) 及び母親分離・食物剥奪 (注 3) の有無により、16—17, 21—22, 26—27 日齢の仔について、表 1 のように群構成がなされた。早期離乳の手続きは、母親を仔から分離するもので、その全リターに対して 16—17 日齢で行なわれた。食物剥奪とは、後述する母仔共生場面の吸乳・摂取行動観察の 8 時間前に、仔を母親のいるケージから出し、オガクズを入れた他のケージ (餌、水なし) におく

Table 1. Experimental and control groups of different ages.

age	experimental manipulations
16-17	food deprived (D) non-deprived (ND)
21-22	early weaned (E) (food deprived (D) non-deprived (ND)
26-27	control (C) (food deprived (D) non-deprived (ND)

ことである。なお食物剥奪に関してはスプリット・リターで群分けがなされた。食物剥奪の後、剥奪群、非剥奪群ともにマジックインキにより個体識別のマーキングが行なわれ、体重が測定された。その後、母親無麻酔下で、母子共生場面における仔ラットの吸乳・摂食行動の観察が、各群3匹ずつ計6匹について、1分毎に10秒間に生じた反応を、チェック・リストに基づき記録するタイム・サンプリング法で、30分間行なわれた。反応項目としては、仔の行動(a)吸いつき反応、b)摂食・摂水反応、c)活動、d)非活動)、及び母親行動(a)授乳、b)活動、c)非活動)が観察された。その後、再び体重測定がなされ、その変化がチェックされた。最後に、食物剥奪群、非剥奪群(母子共生場面での観察に用いられた)の各3匹について、5分間の吸乳、摂食反応テストが実母麻酔下で行なわれた。麻酔はペントバルビタール(30mg/kg, i.p.)によりなされ、その15分後からテストが開始された。テスト場面は、ペーパー・タオルを敷いたケージに実母が横向きにねかせられ、さらに個型飼料の小片(日本クレア製、約2gm)が3個母体腹部近傍に置かれていた。テストは、仔を実験者の手で母親腹部にその鼻部を接触させてから、a)鼻部探索反応、b)吸乳反応潜時、c)吸乳中の諸反応、d)食物片へのスニッフィング、e)摂食潜時が記録された(詳しくは宮本・藤田(1983)を参照のこと)。

結 果

16-17日齢の仔については、パーセント値は χ^2 検定、潜時はt検定を行なうことにより剥奪の影響を検討した。21-22、26-27日齢仔に

ついては、パーセント値は、角変換の後、早期離乳と食物剥奪を主要因として、各日齢ごとに分散分析を行なった。また潜時については、早期離乳と食物剥奪を主要因とした分散分析を行なった。なお、本実験の目的から、種々の測度のうち、吸乳・摂食行動に直接関係するものを取りあげた。

I. 母子共生場面での結果

1. 吸乳反応の頻度 Fig. 1に示すように、早期離乳の効果は21-22日齢のみにみとめられ、早期離乳群は統制群に比べ吸乳反応の頻度が少ない($F=91.27$, $df=1/56$, $p<.05$)。食物剥奪の効果は、16-17日齢のみにみとめられ、剥奪を受けることにより増大した($t=8.55$, $df=28$, $p<.001$)。26-27日齢には、吸乳反応はほとんどみとめられなかった。

2. 摂食・摂水反応の頻度 摂食・摂水反応は、16-17日齢には全くみとめられなかった(Fig. 2)。21-22日齢では、早期離乳により増加する傾向がみられるが有意ではない($F=3.63$, $df=1/59$, $p>.05$)。また、食物剥奪群は非剥奪群よりも多い($F=57.63$, $df=1/56$, $p<.01$)。26-27日齢仔では、早期離乳群は統制群と比べ有意に少なく($F=13.78$, $df=1/56$, $p<.01$)また剥奪によって増加することがみとめられた($F=161.84$, $df=1/56$, $p<.01$)。

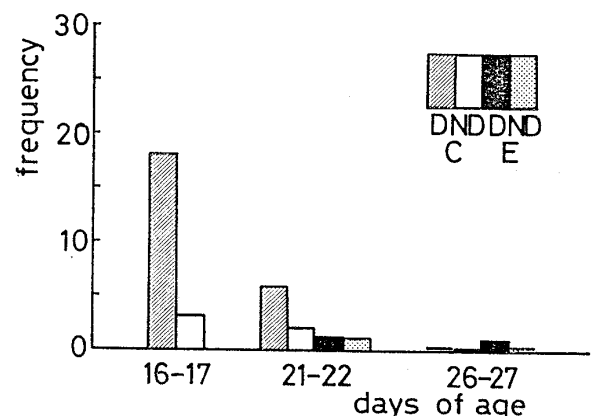


Fig. 1 Mean frequency of suckling responses observed during 30-min mother-infant interaction.

II. 麻酔下の母親に対する行動

1. 吸乳反応を示した仔のパーセント Fig. 3に示すように、早期離乳の効果は21—22日齢のみに有意で、早期離乳群が統制群と比べ吸乳反応を示した個体が少ない ($\chi^2=10.04$, $df=1$, $p<.005$)。また、食物剥奪の影響は、16—17, 21—22日齢にみとめられ、剥奪により増加する (16—17日齢, $\chi^2=10.91$, $df=1$, $p<.001$, 21—22日齢, $\chi^2=10.04$, $df=1$, $p<.05$)。また、21—22日齢では離乳と剥奪の交互作用が有意で ($\chi^2=45.87$, $df=1$, $p<.01$)、統制群では剥奪により吸乳反応を示す仔が増加するが、早期離乳群ではそれがみられない。なお、26—27日齢においては、いずれの主効果も有意ではなかった。

2. 吸乳反応の潜時 Fig. 4に示すように、

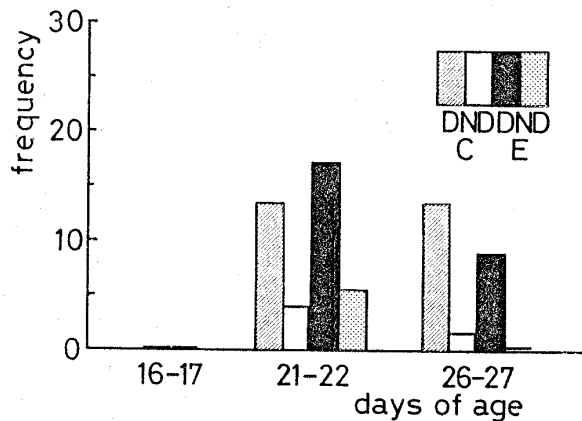


Fig. 2 Mean frequency of eating and drinking responses observed during 30-min mother-infant interaction.

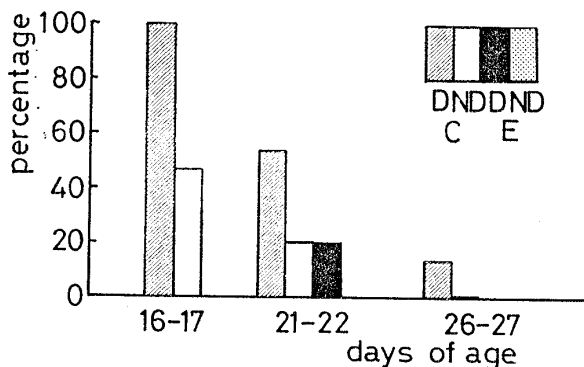


Fig. 3 Mean percentage of infants showing suckling to the anesthetized mother in 5-min test.

早期離乳の効果は21—22日齢にみとめられ、 ($F=4.56$, $df=1/56$, $p<.05$), 早期離乳群の潜時が統制群に比べて長い。また食物剥奪により潜時が短くなることが、16—17日齢 ($t=4.14$, $df=28$, $p<.001$), 及び21—22日齢 ($F=8.62$, $df=1/56$, $p<.01$) でみとめられた。26—27日齢においては、いずれの主効果も有意ではなかった。

3. 摂食反応を示した仔のパーセント Fig. 5に示すように、早期離乳の影響は21—22日齢にみとめられ、早期離乳群は統制群に比べ摂食反応を示した仔の割合が多い ($\chi^2=4.96$, $df=1$, $p<.05$)。また、食物剥奪により増加することが、21—22日齢 ($\chi^2=62.58$, $df=1$, $p<.001$), 26—27日齢 ($\chi^2=58.38$, $df=1$, $p<.001$) でみとめられた。16—17日齢で摂食

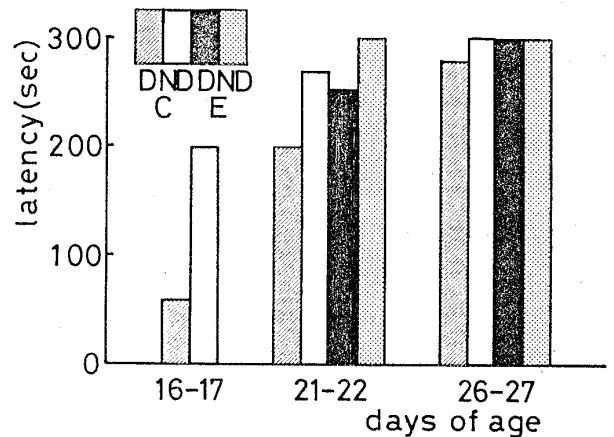


Fig. 4 Mean latency to suckle to the anesthetized mother in 5-min test.

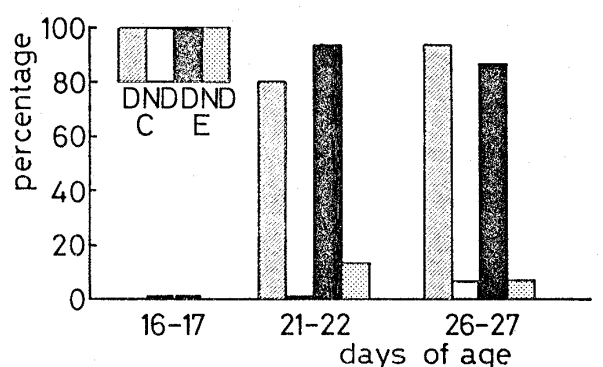


Fig. 5 Mean percentage of infants showing eating and drinking responses in 5-min test.

反応を示した仔はなかった。

4. 摂食反応の潜時 早期離乳の効果は、いずれの日齢においても有意差をもたらさなかった (Fig. 6)。なお、食物剥奪によって潜時が短くなることが、21—22日齢 ($F=80.11$, $df=1/56$, $p<.0.$), 26—27日齢 ($F=101.47$, $df=1/56$, $p<.01$), においてみられた。

Ⅲ. 体重への影響

1. 日齢に伴う体重の変化 早期離乳の影響はいずれの日齢においてもみとめられなかった。食物剥奪による体重の減少は、21—22日齢 ($F=4.66$, $df=1/56$, $p<.05$) でみとめられたが、19—17日齢、26—27日齢では有意ではなかった。

2. 30分間の母仔相互作用後の体重変化

Fig. 7 からわかるように、食物剥奪を受けた群は、16—17日齢を除き、30分間の母仔相互作用

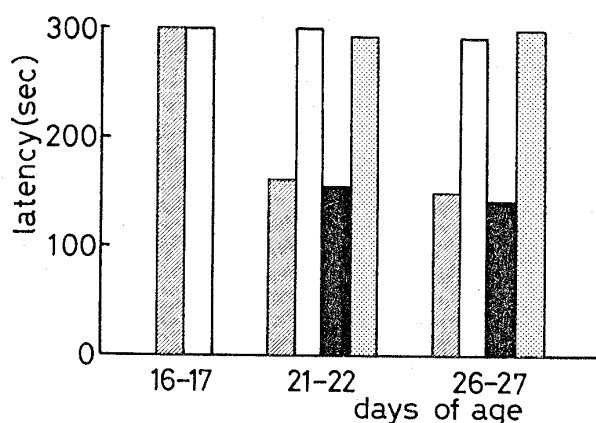


Fig. 6 Mean latency to eat and drink in 5-min test.

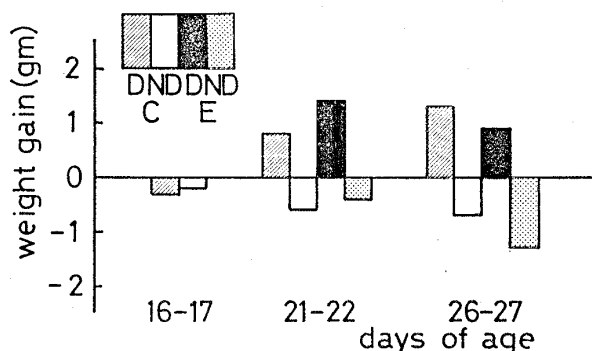


Fig. 7 Mean body weight changes after 30-min mother-infant interaction.

用の後体重増加を示し、非剥奪群は減少傾向を示した (21—22日齢, $F=147.03$, $df=1/56$, $p<.01$, 26—27日齢, $F=92.89$, $df=1/56$, $p<.01$)。早期離乳の効果は、21—22日齢と26—27日齢で異なり、21—22日齢では早期離乳群のほうが増加量は大きい ($F=5.70$, $df=1/56$, $p<.05$), 26—27日齢では逆に統制群のほうが大きい ($F=5.18$, $df=1/56$, $p<.05$)。

考 察

本実験は、離乳期ラットの吸乳行動の維持・減退、吸乳から摂食・摂水への移行における経験の役割を、早期離乳の影響を調べることにより検討した。16—17日齢での早期離乳の効果は、21—22日齢及び26—27日齢の仔ラットについて、8時間の母仔分離・食物剥奪の後、母仔共生場面 (30分間)、母親麻酔下での行動観察 (5分間) 及び体重変化によって調べられた。

吸乳行動への影響をまとめてみると、母仔共生場面での行動観察から、早期離乳により21—22日齢で吸乳反応の頻度が減少することがわかった。さらに、麻酔下の母親に対する吸いつき反応については、やはり21—22日齢仔で反応を示した仔の割合が低下し、潜時も長くなることがみとめられた。このように、吸乳行動は、早期離乳によって、特に21—22日齢で阻害効果を受けることがみとめられた。では、摂食・摂水行動は促進的效果を受けたであろうか。母仔共生場面においては、21—22日齢では早期離乳により摂食・摂水反応の頻度が増加する傾向はみられるが (有意ではない)、26—27日齢では逆に、摂食反応は抑制されている (Fig. 2)。一方、母親麻酔下における摂食反応は、パーセント値については、21—22日齢で早期離乳により促進されたが、26—27日齢では有意差がみられず、潜時には早期離乳の効果はみとめられなかった。この母仔共生場面と母親行動を統制した母親麻酔下における摂食反応への影響のちがいは母親行動に関係があると思われる。母仔共生場面の行動観察において26—27日齢の早期離乳仔に対し、母親がしばしば攻撃を加えることがみられた。こうした妨害により摂取行動が抑制

されたとも考えられる。これは、30分間の母仔相互作用後の体重変化からも推測される。すなわち、26—27日齢では早期離乳群は剥奪後の体重増加量が小さく、非剥奪群では減少量が大きい。こうした母親行動を考慮すれば、26—27日齢では摂取行動に及ぼす早期離乳の影響はあまり強くないといえよう。

このように、本実験の結果からは、早期離乳という吸乳経験の剥奪により、吸乳行動が抑制され、摂食・摂水行動が促進される傾向が示された。これは、吸乳行動から独立の摂食行動への移行は、神経系の成熟を反映しているのであろうとする Williams et al (1980) の報告とは相反する結果である。先述のように、彼らは、吸乳反応の飽和を生じさせる未梢的口腔内刺激作用が、20—25日齢で多様化すること、さらにそれが、少なくとも20日齢までは母親の感情的・行動的变化やリター内での種々の経験とは関係がないことを示した。リター内での経験の統制のために早期離乳を行なっているが、その際ウェット・マッシュを飼料としていた。一方、本実験では、通常の個型飼料を用いたが、これが結果の不一致をもたらしたのかもしれない。

生後ごく初期から、吸乳行動の種々の側面で経験の重要性が指摘されてきた(宮本, 1982)。例えば、吸乳行動の外的コントロールは、主に嗅覚刺激によりなされており、生後2, 3日のうちに生ずる羊水などと仔のだ液の連合学習がその基礎となっていると報告されている (Teicher & Blass, 1976, Teicher, 1977)。また、出生直後の吸乳行動の発現・維持に関して、Dollinger, et al (1976) は、麻酔下の母親に対する吸いつき反応レベルが1時齢で低く、12, 24時齢で上昇することを見い出した。そこで、1時齢から12時齢の間に生ずる経験的要因を、乳頭結紮を受けた母親を用いることにより、乳頭への接触経験とミルク摂取の経験とに分離したところ、吸いつき反応の向上はミルク摂取とは関係なく、乳頭への接触経験が重要であることが示された。さらに Stoloff et al (1980) は、2—5日齢で母仔分離を行ない、その

間人工授乳で育てることにより、5日齢での麻酔下の母親への吸いつき反応が阻害されることを見い出した。この阻害効果をもたらす経験要因は何かを調べるために、麻酔された母親を用い、3, 4日齢で乳頭探索と吸いつき反応の経験を種々に組み合わせて与えたところ、探索と吸いつき反応を経験することによって吸いつき反応は維持された。すなわち、吸乳行動の維持には、乳頭を定位し吸いつく経験が必要なが示された。このように、吸乳行動の維持に果たす経験の役割がある程度同定されてきたが、もちろん、あらかじめプログラムされた成熟過程として発現する吸乳行動の側面も報告されている (内的コントロールの発達, Hall, Cramer, & Blass, 1977; 宮本・藤田, 1983; 栄養的吸乳反応の選好の発達, Kenny, Stoloff, Bruno, & Blass, 1979)。

本実験の結果及び Williams et al (1981) の報告から示唆されるように離乳過程においても、経験と成熟の両要因が関与していると考えられるが、そのどの側面がどのような経験の影響を受けているのかは不明である。吸乳行動から摂食行動への移行について、Galef (1981) は次のような考察を行なっている。幼若哺乳類において徐々に生ずるラクターゼ欠損、及び母乳摂取に伴う胃腸の不快感の経験が、吸乳行動を停止する時期やはやさを統御しているのであろうという仮説 (Liberman, & Lieberman, 1978) に関し、(1)ラクターゼ欠損 (21—22日齢, Alvarez & Sas, 1961), (2)吸乳中に経験した手掛りと不快感を連合する能力 (16—20日齢, Martin & Alberts, 1979), (3)仔の成長に十分なエネルギーを供給する母親の限界 (16—18日齢, Babicky, Parizek, Ostadalova & Kolar, 1973), (4)個型食物の摂食の開始 (17日齢, Galef, 1979; Babicky et al 1973) という離乳前に生ずるいくつかの事象の時間関係を考慮すると、個型食物の摂取の開始は、母乳供給量の低下によるが、独立摂食への移行のはやさは、ラクターゼ欠損とそれに伴う母乳に対する味覚嫌悪学習によるのであらうと推測された。今後は、離乳過程における成熟

と経験の役割の検討といった見地から, こうした仮説の妥当性の検討を行なうことが必要と思われる。

(注1) 本研究は日本動物心理学会第42回大会(1982年9月, 関西学院大学)において発表された。

(注2) ここで, 仔が母親から分離される場合には食物剥奪も受けている。

(注3) 離乳前の仔ラットの栄養的剥奪を行なうためには, 母親を仔から分離する操作と, ケージ内の食物・水を取り去る操作が必要となる。以下この操作を食物剥奪と略記する。

引 用 文 献

- Alvarez, A., & Sas, J. 1961 β -Galactosidase changes in the developing intestinal tract of the rat. *Nature*, 190, 826-827.
- Babicky, A., Parizek, J., Ostadalova, I., & Kolar, J. 1973 Initial solid food intake and growth of young rats in nests of different size. *Physiol. Bohemoslov.*, 22, 557-566.
- Blass, E. M., Hall, M. G., & Teicher, M. H. 1979 The ontogeny of suckling and ingestive behaviors. In *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology* vol. 8 Sprague, J. M., & Epstein, A. N. (Eds.), N. Y., Academic Pr., 243-299.
- Dollinger, M. J., Holloway, W. R., & Denenberg, V. H. 1978 Nipple attachment in rats during the first 24 hours of life. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 92, 619-626.
- 藤田 統 1977 動物実験における初期経験の研究と問題点。異常行動研究会編 基礎と臨床の心理学 1 初期経験と初期行動, 誠信書房、3-59。
- Galef, B. G. Jr. 1979 Investigation of the functions of coprophagy in juvenile rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 75, 341-357.
- Galef, B. G. Jr. 1981 The ecology of weaning-parasitism and the achievement on independence by altricial mammals-In *Parental Care in Mammals*. Gudernick, D. J., & Klopfer, P. H. (Eds.), Plenum Pr., N. Y., 211-241.
- Hall, W. G., Cramer, C. P., & Blass, E. M. 1975 Developmental changes in suckling of rat pups. *Nature*, 258, 318-320.
- Hall, W. G., Cramer, C. P., & Blass, E. M. 1977 Ontogeny of suckling in rats; Transitions toward adult ingestion. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 91, 1232-1247.
- Kenny, J. T., Stoloff, M. L., Bruno, J. P., & Blass, E. M. 1979 Ontogeny of preference for nutritive over nonnutritive suckling in albino rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 93, 752-759.
- Lieberman, M. & Lieberman, D. 1978 Lactase deficiency: A genetic mechanism which regulates the time of weaning. *Am. Nat.*, 112, 625-627.
- Martin, L. T., & Albert, J. R. 1976 Taste aversions to mother's milk: The related role of nursing in acquisition and expression of a learned association. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 93, 430-445.
- 宮本邦雄・藤田 統 1980 ラットの母子関係に関する研究(3) —母性行動と吸乳行動に及ぼす母子分離の影響— 日本動物心理学会 第40回大会発表。
- 宮本邦雄 1982 ラットにおける吸乳行動に関する研究 東海女子大学紀要, 創刊号, 89-102。
- 宮本邦雄・藤田 統 1983 ラットにおける吸乳行動の研究—仔の食物剥奪及び母親の授乳日齢の影響—, 心理学研究, 1983, 54, 147-152。
- Rosenblatt, J. S. 1965 The basis of synchrony in the behavioral interaction between the mother and her offspring in the laboratory rats. In *Determinants of Infant Behavior* vol. 3 Foss, B. M. (Ed), Methuen, London, 3-45.
- Stoloff, M. L., Kenny, J. T., Blass, E. M., & Hall, W. G. 1981 The role of experience in suckling maintenance in albino rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 94, 847-856.
- Teicher, M. H. 1977 Suckling in the developing rat: The importance of olfaction and a putative nursing pheromone. Unpublished doctoral dissertation, The Johns Hopkins Univ.

Teicher, M. H., & Blass, E. M. 1976 Suckling in newborn rats : Eliminated by nipple, lavage, reinstated by pup saliva. *Science* 193, 422-425.

Williams, C. L., Hall, W. G., & Rosenblatt, J.

S. 1980 Changing oral cues in suckling of weaning-age rats : possible contributions to weaning. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 94, 472-483.